

药用植物化感自毒作用研究进展

张亚琴, 陈雨, 雷飞益, 李思佳, 石峰, 窦明明, 马留辉, 陈兴福*

四川农业大学农学院, 农业部西南作物生理生态与耕作重点实验室, 四川 成都 611130

摘要: 化感自毒作用是造成药用植物连作障碍的重要原因之一, 会降低药用植物产量与品质。随着药用植物产业的发展, 其连作障碍的问题日益突出, 如何缓解药用植物连作障碍, 是目前亟待解决的问题。对药用植物化感自毒作用的研究现状进行综述, 阐述了药用植物化感自毒物质影响其生长发育的机制, 即通过破坏细胞结构、干扰活性氧和激素的代谢、影响光合作用等方面抑制药用植物生长; 分析了药用植物化感自毒作用与连作障碍的关系, 综述了选育抗自毒药用植物品种、合理施肥、选用合理种植制度以及使用微生物制剂等方法在缓解药用植物连作障碍上的应用, 并对该领域未来的研究方向进行展望, 以期对药用植物生产提供借鉴。

关键词: 药用植物; 化感自毒作用; 连作障碍; 化感自毒物质; 生长发育

中图分类号: R282 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2018)08-1946-11

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2018.08.032

Advances in research on allelopathic autotoxicity effects of medicinal plants

ZHANG Ya-qin, CHEN Yu, LEI Fei-yi, LI Si-jia, SHI Feng, DOU Ming-ming, MA Liu-hui, CHEN Xing-fu

Key Laboratory of Crop Ecophysiology and Farming System in Southwest China, College of Agronomy, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

Abstract: Allelopathic autotoxicity is one of the important factors for the continuous cropping obstacle of medicinal plants, which will reduce the yield and quality. With the development of medicinal plants industry, the problem of continuous cropping obstacle is becoming more and more serious. How to alleviate the continuous cropping obstacle of medicinal plants needs to be solved urgently. This paper combines the research status of allelopathic autotoxicity in medicinal plants. On the one hand, expounds the mechanism that the allelochemicals of medicinal plants inhibit the growth and development of medicinal plants by damaging the cell structures, interfering with the metabolism of reactive oxygen species and phytohormones, affecting photosynthesis and so on. On the other hand, based on the analysis of the relationship between allelochemicals and continuous cropping obstacle of medicinal plants, this paper elucidated some methods to alleviate the continuous cropping obstacle of medicinal plants, such as breeding antiallelopathic autotoxicity medicinal plants varieties, rational fertilizing, selecting proper cropping system and using microbial agents, in order to provide reference for the production of medicinal plants.

Key words: medicinal plants; allelopathy autotoxicity effect; continuous cropping obstacle; allelochemicals; growth and development

人们很早就发现植物间存在相互作用, 例如, 鹰嘴豆 *Cicer arietinum* L. 和芝麻 *Sesamum indicum* L. 能抑制杂草生长, 胡桃树 *Juglans nigra* L. 能影响周围植物的生长^[1-3]。1937年 Molisch 首次将这种现象称为化感作用, 并定义为植物或者微生物之间的化学相互作用, 包括促进和抑制 2 个方面^[4-5]。随后, Rice^[6-7]在多年对化感作用研究的基础上, 指出化感作用是植物(包括微生物)释放化学物质进入

环境影响周围植物生长发育的现象。

化感作用是植物适应环境的机制之一, 有利于植物自身的生存与繁衍^[8]。水稻 *Oryza sativa* L. 能显著抑制其伴生杂草的生长^[9-10]; 外来植物可以通过化感作用造成生物入侵^[11]; 桉树 *Eucalyptus robusta* Smith 通过化感作用抑制周围植物生长发育^[12]。依据化感作用的性质, 可以将其分为化感自毒作用、自促进作用、偏害作用以及互惠作用^[13], 其

收稿日期: 2017-11-05

基金项目: 四川省“育种攻关”项目(2011NZ0098-12-01)

作者简介: 张亚琴(1995—), 女, 硕士研究生, 主要从事川产道地药材生理生态与栽培研究。E-mail: qyqzhang@hotmail.com

*通信作者 陈兴福 E-mail: chenxf64@sohu.com

中化感自毒作用以及偏害作用严重制约着农林业的发展。化感自毒作用是指植物释放的化学物质抑制同种植物生长发育的现象^[14-16]，其广泛存在于自然界中，对植物生长发育具有重要影响。

近年来，随着国内外对中药材需求的增加，药用植物栽培面积不断扩大，连作障碍也越来越普遍。已有研究表明，许多药用植物存在连作障碍，如三七 *Panax notoginseng* (Burk.) F. H. Chen^[17]、丹参 *Salvia miltiorrhiza* Bunge^[18]、当归 *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels^[19-20]、地黄 *Rehmannia glutinosa* Libosch^[21]、人参 *Panax ginseng* C. A. Mey^[22]、西洋参 *Panax quinquefolius* L.^[23]等。连作障碍严重影响药用植物产量与品质，制约着中药材产业的发展，其中化感自毒作用是导致连作障碍的主要因素之一^[24-25]。以往关于化感自毒作用的研究多集中于粮食作物与园艺作物中，随着中药材行业的发展，药用植物化感自毒作用逐渐受到重视，并取得一些进展。本文综述了近年来有关药用植物化感自毒作用的研究进展，以期对药用植物栽培提供借鉴。

1 化感自毒物质对药用植物生长发育的影响

很多药用植物都存在化感自毒作用，在其生长过程中不断释放化感自毒物质进入周围环境，进而影响同种植物的正常生长（表 1）。依据化感自毒物质不同的化学结构与性质，可将其划分为 10 类，即水溶性有机酸、直链醇、脂肪族醛和酮；简单不饱和和内酯；长链脂肪酸和聚乙炔；醌类物质；酚类物质；肉桂酸及其衍生物；香豆素类；黄酮类；鞣质类；类固醇和萜类化合物^[56]。这些化感自毒物质可以通过植物任何部分（根、叶、果实以及茎等）产生，并通过淋溶、挥发、植株腐解以及根系分泌等

方式进入周围环境，进而产生自毒作用，影响植物生长发育^[56-58]。

1.1 抑制种子萌发

种子萌发是植物生长的重要阶段，对植物后期生长发育以及产量都至关重要^[59]。对黄芪化感自毒作用的研究表明，其根、茎、叶水提取液对其种子萌发有明显的抑制作用，其中以茎的抑制作用最为明显，根最弱^[60]。对木香蒿 *Elsholtzia stauntoni* Benth. 的研究表明，其植株不同部分的化感自毒作用强度不同，且都表现出较强的浓度效应^[61]。甘草种子水提取液也能延缓其种子的萌发速率，表现出较强的化感自毒作用^[38]。当归根部水提取液在不同浓度下均抑制其种子的萌发，其根际土壤和非根际土壤浸提液亦能显著抑制其自身种子萌发^[36,62]。药用植物的化感自毒作用与连作年限有关。对三七自毒作用的研究表明，连续种植 3 年三七的土壤对三七种子萌发的抑制作用最强^[26]。药用植物化感自毒物质存在于植株各个部位及其周围土壤中，这些自毒物质能抑制药用植物种子的萌发，但不同部位产生的自毒物质可能存在差异，且存在较强的浓度效应。

1.2 影响药用植物生长

药用植物的生长直接影响到其产量和质量，化感自毒物质对这一过程具有明显的抑制作用。对西洋参化感自毒作用的研究表明，25 mg/L 的西洋参皂苷提取物对西洋参株高和地上部鲜质量均有不同程度的抑制作用^[63]。相关研究表明，*p*-香豆酸是西洋参根中重要的化感物质^[23]，不同浓度的 *p*-香豆酸均不同程度地抑制西洋参生长，主要表现为使其株高降低、地上部生物量积累受阻、展叶期推迟、冠幅变小等^[30]。此外，西洋参根系残体也存在化感自

表 1 药用植物化感自毒作用及其主要的化感物质

Table 1 Allelopathic autotoxicity effects of medicinal plants and its main allelochemicals

科、属	种	被检物质	主要化感物质	自毒作用	文献
五加科 人参属	人参、西洋参、三七	土壤的甲醇提取液，人参的水提取液以及根系分泌物	人参皂苷、 <i>p</i> -香豆酸、苯甲酸、邻苯二甲酸二异丁酯、丁二酸二异丁酯、棕榈酸以及 2,2-二-(4-羟基苯基) 丙烷	降低种子萌发率和幼苗存活率，抑制幼苗生长以及愈伤组织生长	26-30
唇形科 鼠尾草属	丹参	根、茎的水提取液和腐解液	辛酸、乙醛、十六烷	抑制种子萌发和幼苗生长，产量和有效成分含量降低	18,31
唇形科 黄芩属	黄芩 <i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi	土壤的甲醇提取液	黄芩苷	增加幼苗死亡率	32
唇形科 刺蕊草属	广藿香 <i>Pogostemon cablin</i> (Blanco) Benth	根、茎和叶的水提取液	邻苯二甲酸二丁酯、苯甲酸、肉桂酸、丙二酸、香草酸、水杨酸、对羟基苯甲酸和肉豆蔻酸	抑制幼苗生长	33

续表 1

科、属	种	提取方式	主要化感物质	自毒作用	文献
唇形科 藿香属	藿香 <i>Agastache rugosa</i> (Fisch. et Mey.) O. Ktze	根、茎和叶的水提取液	—	抑制种子萌发及根系活力	34
玄参科 地黄属	地黄	根际土壤的水提取液	香草酸、胡萝卜苷、二十六烷酸苯羟基酯、 <i>D</i> -甘露醇、 β -谷甾醇、毛蕊花糖苷	抑制胚根生长、根系活力以及幼苗生长	35
伞形科 当归属	当归	根际土壤的水提取液	丁酸、十一酸、肉豆蔻酸、邻苯二甲酸二丁酯	抑制种子萌发及幼苗生长	36
豆科 黄芪属	黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i> (Fisch.) Bunge	根际土壤的甲醇提取液	黄芪甲苷、4-羟基苯甲醛、豆甾-4-烯-3-酮、环黄芪醇等	抑制根和茎的生长	37
豆科 甘草属	甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i> Fisch	种子水提取液和根系分泌物	酚类、萜类、烯类化合物	抑制种子萌发	38-39
芍药科 芍药属	凤丹 <i>Paeonia ostii</i> T. Hong et J. X. Zhang	根际土壤和根皮的水提取液	阿魏酸、肉桂酸、香草醛和香豆素	抑制幼苗生长,降低根系活力以及叶片中叶绿素含量	40
毛茛科 黄连属	黄连 <i>Coptis chinensis</i> Franch	根际土壤的乙醇提取液	苯甲酸、肉桂酸、香草酸、对羟基苯甲酸、香兰素和阿魏酸	抑制种子萌发	41
石竹科 孩儿参属	太子参 <i>Pseudostellaria heterophylla</i> (Miq.) Pax	根际土壤的水提取液	酚醌类、有机酸类、酯类和醇类化合物	抑制幼苗生长,降低幼苗光合能力、产量以及质量	42
百合科 贝母属	伊贝母 <i>Fritillaria pallidiflora</i> Schrenk	根系分泌物	1,3,5-三烯丙基-1,3,5-三嗪-2,4,6 (1 <i>H</i> , 3 <i>H</i> , 5 <i>H</i>) 三酮和苯酚	降低种子萌发率,抑制胚根和胚轴生长	43
百合科 百合属	兰州百合 <i>Lilium davidii</i> var. <i>unicolor</i> (Hoog) Cotton	根和鳞茎的水提取液	香草醛、月桂酸、丁香醛、肉豆蔻酸、苯基异氰酸酯、对苯二甲酸二辛酯等	抑制幼苗生长	44
百合科 黄精属	玉竹 <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	根际土壤的水提取液	肉豆蔻酸、花生酸、十五烷酸等	抑制种茎发芽率以及幼苗生长	45
百合科 沿阶草属	麦冬 <i>Ophiopogon japonicus</i> (L. f.) Ker -Gawl	前茬土壤水提取液、块根或叶片填埋	—	降低产量和质量	46
木麻黄科 木麻黄属	木麻黄 <i>Casuarina equisetifolia</i> Forst	小枝的水提取液	山柰黄素-3 α -鼠李糖苷、槲皮黄素-3 α -阿拉伯糖苷、木犀草素-3',4'-二甲氧基-7 β -鼠李糖苷	抑制幼苗生长	47
菊科苍术属	苍术 <i>Atractylodes lancea</i> (Thunb.) DC.	根际土壤和根茎的水提取液	β -桉叶醇	抑制胚芽生长	48
	白术 <i>Atractylodes macrocephala</i> Koidz	根系和茎叶的水提取液	—	抑制种子萌发及幼苗生长	49
菊科菊属	菊花 <i>Chrysanthemum morifolium</i> Ramat	连作土壤	香豆素、酚酸类化合物	抑制组培苗根生长	50
天南星科 半夏属	半夏 <i>Pinellia ternata</i> (Thunb.) Breit	根系分泌物	—	抑制株芽萌发和幼苗生长	51
桔梗科 党参属	党参 <i>Codonopsis pilosula</i> (Franch.) Nannf	地上部分和地下部分水提取液	—	抑制种子萌发及幼苗生长	52
姜科姜属	生姜 <i>Zingiber officinale</i> Rosc	根茎、茎和叶的水提取液	丁香酸、伞花内脂、香草酸和阿魏酸	抑制植株生长	53
灵芝科 灵芝属	灵芝 <i>Ganoderma lucidum</i> (Leyss. ex Fr.) Karst	灵芝发酵液和子实体的水提取液	—	抑制菌丝生长	54
胡颓子科 沙棘属	沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i> L.	表层土壤、叶片和果实的水提取液	—	抑制种子萌发	55

“—”表示尚未鉴定出主要的化感物质

“—” indicates that major allelochemicals have not been identified

毒作用^[64]。对啤酒花 *Humulus lupulus* L. 根分泌物以及根际土壤中含有的酚类化合物 2,4-二叔丁基苯酚的化感自毒作用的研究表明,当 2,4-二叔丁基苯酚的施用量大于 15 mmol/m² 时,啤酒花幼苗地上部分和地下部分生物量均降低,根冠比下降,生长受到抑制;但是当添加少量的 2,4-二叔丁基苯酚(<15 mmol/m²) 时,啤酒花光合能力增强,生物量增加^[65]。因此,不同物质的化感自毒效应与其浓度有很大关系。

1.3 影响药用植物产量及药效成分

药用植物栽培的目标是提高中药材的产量及药效成分的含量^[66],但是化感自毒作用会导致其产量与质量下降。研究表明,在添加地黄根和叶粉末的土壤中种植地黄,导致地黄块根干质量和鲜质量大幅度下降^[67]。连作地黄土壤中的化感自毒物质能显著影响其生长,降低其茎和根的干质量及根中挥发油的量^[68]。将三七须根粉碎后添加到土壤中,会导致三七植株的生长受到抑制,株高、植株干质量以及鲜质量等明显下降,且表现出极强的剂量效应,即随着须根粉的增加,抑制效应越明显^[69]。Asao 等^[70]发现在水培溶液中添加活性炭可使芋艿 *Colocasia esculenta* Schott 的产量增加 51%,进一步通过气相色谱-质谱联用仪对活性炭中吸附的物质进行分析,结果显示,活性炭吸附了多种化感物质,包括乳酸、苯甲酸、香草酸以及琥珀酸等。生测实验表明,这些化感物质对芋艿幼苗生长具有一定的抑制作用,其中以苯甲酸抑制作用最强。因此,无论是药用植物植株粉末还是其根系分泌物中均存在化感自毒物质,这些自毒物质能影响药用植物正常的生长发育,导致其产量和质量下降。但是化感自毒物质降低药用植物药效成分含量的具体机制值得进一步研究。

2 化感自毒物质影响药用植物生长发育的机制

2.1 破坏细胞结构

完整的细胞结构是细胞发挥功能的前提,细胞结构被破坏,细胞将无法进行正常的生命活动,导致植物生长发育受阻。用不同浓度的黑沙蒿 *Artemisia ordosica* Krasch 枝叶提取液处理其幼苗,会导致其幼苗相对电导率以及丙二醛(MDA)含量上升,这表明细胞膜被破坏,胞内物质泄露^[71]。连续 3 年种植人参的土壤水提取液能够通过破坏人参根尖细胞的细胞核和液泡的结构,降解淀粉粒来抑制人参幼苗的生长^[72]。对西洋参根中人参皂苷化感自毒作用的研究表明,人参皂苷不仅导致西洋参幼

苗根中相对电导率和 MDA 含量上升,也会导致其根尖细胞发生质壁分离、细胞核损坏、液泡膜解体等,最终导致细胞代谢紊乱,植株生长受阻^[73]。此外,不同的皂苷单体亦具有较强的自毒效应,且相同浓度的人参皂苷 Rb₁ 的自毒效应强于人参总皂苷。人参皂苷 Rb₁ 亦会导致人参幼苗根尖细胞的细胞器被破坏、液泡分解、核膜降解^[74]。化感自毒物质能通过破坏细胞结构,干扰细胞正常生命活动,进而影响药用植物生长。线粒体是细胞有氧呼吸的主要场所,为细胞的生命活动提供能量,在细胞生命活动中具有重要作用。此外,研究化感自毒物质如何影响线粒体结构和能量代谢,对于理解化感物质影响植物生长的具体机制具有重要意义。

2.2 影响光合作用

植物光合作用合成植物生长发育所需要的碳水化合物^[75],植物光合作用受阻将直接影响其生长。不同浓度的 *p*-香豆酸溶液不仅抑制西洋参幼苗叶片展开,也抑制其光合作用,导致其净光合速率降低^[30]。研究表明,植物光合作用的能力与光合色素密切相关,一旦光合色素受损,植物光合作用能力会下降^[76]。地黄根际土壤甲醇提取液能显著降低地黄叶片中总叶绿素量^[35]。对凤丹根际土和根皮中含有的 5 种物质(阿魏酸、肉桂酸、香草醛、香豆素和丹皮酚)及其混合物的化感自毒作用的研究亦表明,化感自毒物质能降低凤丹幼苗叶片中总叶绿素的含量^[40]。对人参皂苷化感自毒作用的研究表明,不同浓度的人参皂苷及其 3 种单体人参皂苷 Bb₁、Rg₁ 和 Rc 均能不同程度地提高西洋参或人参幼叶中叶绿素含量^[73-74]。不同的化感自毒物质对不同的叶绿素作用效果不同。酚酸类物质(对羟基苯甲酸、阿魏酸、香草醛、肉桂酸和水杨酸)在 10~100 μmol/L 浓度条件下,对滁菊扦插幼苗叶片中叶绿素 a 均有不同程度的抑制作用,但是仅在高浓度条件下才会对叶绿素 b 产生抑制作用^[77]。化感自毒物质可以通过抑制或提高药用植物叶片中不同光合色素的含量而影响光合作用。在此基础上,还需研究化感自毒物质对药用植物叶片中叶绿体的分布以及光合酶的活性的影响,这有助于更全面地了解化感自毒物质影响药用植物光合能力的机制。

2.3 影响活性氧(ROS)的代谢

ROS 是植物体内重要的信号分子,对植物生长发育至关重要,但是作为细胞有氧代谢的副产物也会造成细胞损伤^[78]。在环境胁迫条件下,细胞内

ROS 增多,会导致膜脂发生过氧化,细胞内生物大分子(蛋白质、核酸等)被氧化,从而导致细胞结构受损,细胞功能受到影响^[79-80]。广藿香根、茎、叶以及根际土壤提取液会导致广藿香幼苗叶片中 MDA 含量升高,超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化物酶(POD)活性增强,这表明提取液使广藿香叶片中 ROS 含量增加,膜脂发生过氧化,而细胞通过增强抗氧化酶活性以减轻 ROS 的危害^[81]。当归根际土壤提取液能抑制当归幼苗中 SOD、POD 以及过氧化氢酶(CAT)的活性,从而降低其清除 ROS 的能力,导致幼苗生长受到抑制^[62]。鲍红春等^[82]研究表明,沙芥 *Pugionium cornutum* (L.) Gaertn 果皮、枝条以及叶提取物对其幼苗有明显的化感自毒作用。随着提取液浓度的升高,沙芥幼苗中 MDA 含量逐渐升高,而 SOD 和 POD 的活性逐渐降低,CAT 的活性表现为先上升后下降的趋势。药用植物化感自毒物质会通过影响抗氧化酶的活性来干扰 ROS 代谢,导致 ROS 含量升高,细胞结构受损,最终导致植株生长被抑制。

2.4 干扰激素代谢平衡

植物激素是一类在植物生长发育以及抗逆过程中有重要作用的小分子化合物,包括赤霉素(GA)、脱落酸(ABA)、生长素、乙烯(ETH)、茉莉酸(JA)、细胞分裂素(CTK)以及油菜素甾醇(BR)等^[83-84],其中生长素、CTK、BR 以及 GA 主要调控植物生长发育,ABA、ETH 和 JA 则与植物应对胁迫有关^[85]。

植物应对胁迫时,体内激素水平会发生变化,以确保植物在逆境条件下生长和发育^[86]。地黄根际土提取液能显著抑制其幼苗的生长,对其体内激素含量的测定发现,随着提取液浓度的增加,生长素和玉米素(ZT)含量下降,而 ABA 含量逐渐上升^[35]。木麻黄根系水提液也会导致其实生苗根和叶中吲哚乙酸(IAA)、GA 以及玉米素核苷(ZR)含量降低,ABA 含量升高^[87]。张秋菊^[88]研究表明,将人参皂苷粉与林地土混合培养人参幼苗会导致其叶片中 IAA 和 GA 含量下降,ABA 含量上升。广藿香根际土水提取液会通过提高其扦插苗叶片中负责分解代谢 IAA 的吲哚乙酸氧化酶(IAAO)活性,来影响植株中 IAA 的量^[81]。生长素、GA 以及 CTK 的主要功能是调控植物生长发育,而 ABA 作为胁迫激素,能提高植物对逆境的抵抗力^[87-89]。化感自毒作用导致药用植物中 ABA 的积累,从而启动一系列逆境响应基因,增强其对化感自毒作用的抗性。但

是植物中积累过多的 ABA 又会导致其光合效率降低,植株生长缓慢^[90-91]。因此,在化感自毒物质存在的条件下,植物体内激素之间的平衡关系被打破,从而导致植物正常生长发育受到抑制。

2.5 其他机制

硝酸还原酶(NR)是植物 NO_3^- 代谢过程中重要的限速酶,催化 NO_3^- 形成 NO_2^- ,进而在亚硝酸还原酶(NiR)、谷氨酰胺合成酶(GS)以及谷氨酸合成酶(GOGAT)等的催化下合成氨基酸或蛋白质等含氮化合物,在植物氮代谢过程中扮演着重要角色^[92-94]。当归根际土壤提取液和党参水浸液均能明显抑制其幼苗生长,对其生理指标测定发现提取液除了干扰抗氧化酶活性之外,硝酸还原酶活性及根系活力均明显下降,表明化感自毒物质会通过干扰植物体内氮代谢,影响植株正常生长^[52,62]。利用转录组测序方法筛选出苯甲酸胁迫下人参幼苗差异表达基因,结果显示,苯甲酸处理后,人参幼苗中 POD 与 SOD 相关基因表达水平上调,与人参皂苷合成相关基因的表达受到抑制,而参与植物响应逆境的转录因子(AP2/ERF、MYB、WRKY)表达水平上调。以上结果表明,当受到苯甲酸胁迫时,人参幼苗中部分抗逆基因被激活,抗逆性增强,但是其植株内正常代谢平衡被打破,幼苗生长受到抑制^[95-96]。化感自毒物质除了直接影响植株的正常生理代谢与生长发育外,也会通过影响土壤中微生物群落组成进而影响植株生长。在生长地黄的土中添加地黄根和叶,或者使用重茬土种植地黄均会导致土壤中细菌数量减少,真菌数量增加,土壤微生物区系从高肥力的“细菌型”转变为低肥力的“真菌型”,最终导致地黄生长受抑制^[67,97]。

3 缓解药用植物连作障碍的措施

在药用植物栽培方面,化感自毒作用常常和土壤理化性质变差、土壤微生物区系发生改变以及土壤养分亏缺等共同造成药用植物的连作障碍^[36,98]。药用植物连作条件下,上茬植物的根系分泌物和植株腐解的化感自毒物质在土壤中积累,干扰下茬植物的正常生理代谢,导致其生长发育受阻。如凤丹根际土及根部提取液存在肉桂酸、阿魏酸、香豆素以及香草醛等化感自毒物质,能显著抑制凤丹幼苗生长^[40]。药用植物化感自毒物质不仅直接影响植物正常生长,也会通过根系分泌或植株腐解等方式进入周围土壤,进而影响土壤中微生物种群结构,导致土壤理化性质改变,病虫害加剧,严重阻碍药用

植物正常生长^[36,97,99]。土壤理化性质变差以及土壤中致病菌的增多又会对药用植物造成胁迫,其正常生理代谢平衡被打破,次生代谢产物增多,一旦这些次生代谢产物进入到周围环境,又会进一步抑制药用植物生长,加剧土壤恶化,导致连作障碍加剧。因此,缓解药用植物连作障碍需要考虑化感自毒作用、土壤环境的恶化以及病原菌增加等因素,针对不同的药用植物选择不同的缓解措施,达到提高药用植物产量与质量的目的。

3.1 选育优良耐自毒药用植物品种

很多植物存在严重的化感自毒作用,但是同一植物不同品种的自毒作用也存在着差异,有些品种化感自毒作用很弱,有些品种则很强,忌连作。对经济作物紫花苜蓿 *Medicago sativa* L. 化感自毒作用的研究表明,由于不同品种的紫花苜蓿植株中自毒物质含量的不同,其自毒作用强弱也存在差异^[100-101]。与此类似,茅山苍术和英山苍术根茎提取液能显著抑制茅山苍术种子萌发与幼苗生长,其中茅山苍术的抑制作用更为强烈,即不同化学型苍术的化感自毒作用存在差异^[102]。不同品种之间化感自毒作用差异的研究多集中在粮食作物^[103]、经济作物^[104]以及园艺作物^[105]中,针对药用植物的研究还相对较少,因此搜集并筛选自毒作用弱的药用植物品种是缓解药用植物连作障碍的有效方法。此外,利用杂交育种、诱变育种及植物基因工程技术培育出抗自毒作用强的药用植物品种,适应由于连作而不断恶化的土壤环境,对提高药用植物产量与质量、促进药用植物可持续发展具有重要意义。

3.2 合理施肥

连作会导致根系分泌物含量增加,土壤严重退化,有机质含量减少,微生物种类和数量发生变化,最终导致植物根系环境发生变化,植物生长受到影响^[106-108]。通过合理施肥能平衡土壤养分,改善土壤结构,调整微生物群落结构,达到缓解连作障碍的目的。对三七连作土壤的研究^[109]表明,连作土壤中腐殖质和速效钾含量大幅度下降,而其他元素的含量则不同程度上升;根据连作土壤状况设置 7 种不同的施肥方式,结果表明高钾低氮的施肥方式有利于提高三七总生物量和产量。除合理施用无机肥料之外,合理施用有机肥也能有效缓解药用植物连作障碍。在连续种植 3 年白术的土壤中施用蚕沙发酵有机肥,能显著提高白术产量及质量^[110]。进一步对施用有机肥的土壤进行研究,结果表明施加有机

肥能增加微生物多样性,改善微生物结构,提高土壤酶的活性,降低病原菌数量,从而改善土壤环境^[111-113]。不论施用无机肥料还是有机肥料均能一定程度上缓解连作障碍,达到增产的效果,但是如果肥料施用不合理,反而不利于药用植物产量的增加。如果不考虑三七连作土壤中养分含量,一味施用高氮复合肥,会致使土壤中营养元素失衡加重,从而导致连作障碍加重。在生产上,由于有机肥、无机肥各自的缺陷,不能局限于单种肥料的施用,还可以针对每个药用植物特性,选配出合适的有机肥-无机肥施肥配方,来缓解药用植物连作障碍。

3.3 合理的种植制度

合理的种植制度不但能降低土壤中化感自毒物质的含量、改善土壤理化性质、提高养分利用效率,还能够提高作物产量与质量,缓解连作障碍^[114-116]。太子参存在着严重的连作障碍,连续种植 3 年不但会导致产量下降,也会造成其主要药用成分含量降低^[117]。采用水旱轮作(太子参-水稻-太子参)种植模式可有效缓解太子参连作障碍,与重茬太子参相比,产量可增加 50%以上^[118]。对当归与大蒜间作的研究表明,当归与大蒜间作行比为 2:1 时,当归根中主要药用成分挥发油和阿魏酸含量最高,质量最好^[119]。王田涛等^[120]的研究亦表明,当归与大蒜间作能显著提高当归产量以及一等当归的出成率。无论采用何种种植制度,植物的选择很重要,如果实际生产中忽略这一点,将不利于药用植物产量的提高。如当燕麦和当归间作时,燕麦会对当归产生遮荫作用,影响当归光合作用,最终导致当归严重减产^[120]。在实际生产过程中,还可以通过灌水、晒田、精耕细作等方式,降低土壤中的化感自毒物质含量以及致病菌、害虫虫源等,科研工作者可以在这些方面进行进一步研究。

3.4 合理利用微生物制剂

土壤微生物在植物养分吸收与利用方面占据了重要地位^[121]。一方面,土壤微生物可以通过直接改变植物根系形态及生理来影响根系对养分的吸收^[122];另一方面,土壤微生物通过分解有机物等途径释放土壤养分,从而改善植物根际微生态^[123]。药用植物连作会使土壤微生物区系发生改变,有害微生物增多,严重影响药用植物生长。对当归的研究表明,外源施加微生物菌剂能改善当归根际土壤养分含量和微生物群落结构,进而影响当归幼苗的养分吸收效率,提高当归育苗质量^[124]。此外,土壤

微生物不仅能改善土壤理化性质,也能降解土壤中的化感自毒物质,抑制病原菌生长^[125-126]。从人参根际土中筛选出了 5 种能降解人参中主要化感自毒物质的细菌,对棕榈酸、邻苯二甲酸二异丁酯以及丁二酸二异丁酯等有明显的降解作用,其降解液对人参幼苗生长的抑制作用减小^[125,127]。施用解淀粉芽孢杆菌 *Bacillus amyloliquefaciens* 菌液可有效降低尖孢镰刀菌的数量及药用白菊枯萎病的发病率,防效可达 90%^[128]。目前关于微生物制剂缓解药用植物化感自毒作用的研究尚处于起步阶段,微生物制剂种类也相对较少。因此,根据药用植物特点开发新的微生物制剂,或者将现有的不同种类的微生物制剂组合在一起开发出能缓解药用植物连作障碍的菌肥,对于提高药用植物产量和质量具有重要意义。

3.5 其他缓解措施

连作条件下,土壤中病原菌数量增加,导致作物土传病害加重^[129]。在农业生产中,可通过土壤消毒的方法来抑制连作土壤病原菌,减少作物土传病害。可以向土壤中施加农药或者化学药品(溴甲烷、甲醛及过氧乙酸等)来杀灭土壤中的病原菌,以达到增产的目的,但是过多的施用化学药品会导致环境污染,不利于生态农业的发展^[130-131]。强还原土壤灭菌(RSD)方法是一种对土壤灭菌的新方法,主要是通过向土壤中添加有机物,然后灌水和覆膜,以制造强还原环境,从而降低土壤中病原微生物的数量,改善土壤结构,缓解连作障碍^[132-133]。目前关于 RSD 的研究多集中在园艺作物上^[134-136],鲜有关于其在缓解药用植物连作障碍方面的研究。

不同的缓解连作障碍的方式各有特点,但是一种特定的缓解措施所达到的增产效果毕竟有限,生产上应将不同的缓解措施结合起来,以达到最佳的缓解连作障碍的效果。对人参的研究表明,将土壤消毒、绿肥回田以及增施有机肥等措施结合起来能增加土壤有机质含量,提高人参幼苗存活率,促进人参的生长^[137]。在平衡施肥的基础上施加发酵的甘蔗渣亦有助于提高三七的生物量及产量^[109]。药用植物种类繁多且各有特点,因此,利用药用植物各自的特点将不同缓解措施通过合理的方式结合在一起,将最大限度缓解药用植物连作障碍。例如,陈士林团队在多年农田栽参研究和产区调研的基础上,建立了人参和三七无公害农田栽培技术体系,能极大地缓解连作障碍,增加了药材产量和质量,

促进了人参和三七产业持续健康发展^[138-139]。

4 展望

近年来,随着药用植物连作障碍的加重,药用植物化感自毒作用也逐渐得到重视,相关研究逐渐增多。根据药用植物化感自毒作用和连作障碍的研究现状,提出以下研究方向,以期缓解药用植物连作障碍,促进中药材产业发展。

化感自毒物质一般都是通过挥发、淋溶、腐解以及根系分泌等方式进入周围土壤,通过影响植物的细胞结构以及代谢过程来影响同种植物生长发育。但是目前很多研究从药用植物植株中提取次生代谢产物,稀释一定倍数之后处理药用植物种子或者幼苗,进而研究其影响。这种做法虽然可以研究药用植物的化感自毒作用,却不太符合实际生产情况。日后研究可多关注药用植物根际土壤方面,鉴定并分析根际土壤中化感自毒物质种类和含量,找出主要的化感自毒物质,深入研究其机制,为消除药用植物化感自毒作用提供借鉴。

化感自毒物质除了可以直接作用于药用植物之外,也可以通过影响土壤理化性质和土壤中微生物来间接影响药用植物生长。目前关于药用植物化感自毒作用的研究多集中于化感自毒物质如何影响药用植物生长及其具体机制,而对于化感自毒作用与土壤及土壤微生物的关系的研究相对较少。因此,进一步研究化感自毒物质如何影响土壤理化性质,如何改变微生物群落,以及土壤微生物群落的改变对化感自毒物质在土壤中的迁移与转化的影响。深入了解这些问题对于缓解药用植物连作障碍具有重要意义。

药用植物种类繁多,每种植物又有各自的特点,产生的化感自毒物质也有很大不同,造成连作障碍原因也可能存在很大差异。而目前关于缓解药用植物连作障碍的研究主要集中在部分大宗药材上(地黄、人参、当归、三七等),而对于其他药用植物的研究则相对较少。此外,关于缓解药用植物连作障碍的研究尚不够深入,对其具体机制的研究也相对较少。因此,探究不同药用植物形成连作障碍的原因及其具体机制,并据此探讨其缓解措施,对于提升药用植物产量和品质具有重要意义。

参考文献

- [1] Weir T L, Park S W, Vivanco J M. Biochemical and physiological mechanisms mediated by allelochemicals [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2004, 7(4): 472-479.
- [2] Li Z H, Wang Q, Ruan X, *et al.* Phenolics and plant

- allelopathy [J]. *Molecules*, 2010, 15(12): 8933-8952.
- [3] 杨田甜, 杜海荣, 陈刚, 等. 植物化感作用的研究现状及其在农业生产中的应用 [J]. 浙江农业学报, 2012, 24(2): 343-348.
- [4] Chon S U, Jang H G, Kim D K, *et al.* Allelopathic potential in lettuce (*Lactuca sativa* L.) plants [J]. *Sci Hortic*, 2005, 106(3): 309-317.
- [5] 孔垂华. 植物化感作用研究中应注意的问题 [J]. 应用生态学报, 1998, 9(3): 332-336.
- [6] Rice E L. *Allelopathy* [M]. New York: Academic Press, 1984.
- [7] Rice E L. Allelopathy—an update [J]. *Bot Rev*, 1979, 45(1): 15-109.
- [8] 张爱华, 郜玉钢, 许永华, 等. 我国药用植物化感作用研究进展 [J]. 中草药, 2011, 42(10): 1885-1890.
- [9] He H B, Wang H B, Fang C X, *et al.* Separation of allelopathy from resource competition using rice/barnyardgrass mixed-cultures [J]. *PLoS One*, 2012, 7(5): e37201.
- [10] Fang C, Li Y, Li C, *et al.* Identification and comparative analysis of microRNAs in barnyardgrass (*Echinochloa crusgalli*) in response to rice allelopathy [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(7): 1368-1381.
- [11] Bais H P, Vepachedu R, Gilroy S, *et al.* Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions [J]. *Science*, 2003, 301(5638): 1377-1380.
- [12] Zhang C, Li X, Chen Y, *et al.* Effects of *Eucalyptus* litter and roots on the establishment of native tree species in *Eucalyptus* plantations in south China [J]. *Forest Ecol Manag*, 2016, doi: 10.1016/j.foreco.2016.05.013.
- [13] 王建花, 陈婷, 林文雄. 植物化感作用类型及其在农业中的应用 [J]. 中国生态农业学报, 2013, 21(10): 1173-1183.
- [14] Singh H, Batish D R, Kohli R. Autotoxicity: Concept, organisms, and ecological significance [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 1999, 18(6): 757-772.
- [15] Alias J, Sosa T, Escudero J, *et al.* Autotoxicity against germination and seedling emergence in *Cistus ladanifer* L. [J]. *Plant Soil*, 2006, 282(1/2): 327-332.
- [16] Wu H, Pratley J, Lemerle D, *et al.* Autotoxicity of wheat (*Triticum aestivum* L.) as determined by laboratory bioassays [J]. *Plant Soil*, 2007, 296(1/2): 85-93.
- [17] 孙雪婷, 李磊, 龙光强, 等. 三七连作障碍研究进展 [J]. 生态学杂志, 2015, 34(3): 885-893.
- [18] 张辰露, 孙群, 叶青. 连作对丹参生长的障碍效应 [J]. 西北植物学报, 2005, 25(5): 1029-1034.
- [19] Zhang X, Zhang E, Fu X, *et al.* Autotoxic effects of *Angelica sinensis* (Oliv.) Diels [J]. *Allelopathy J*, 2010, 26(1): 1-11.
- [20] 王惠珍, 张新慧, 李应东, 等. 轮作与连作当归光合特性和挥发油的比较 [J]. 草业学报, 2011, 20(1): 69-74.
- [21] 吴林坤, 黄伟民, 王娟英, 等. 不同连作年限野生地黄根际土壤微生物群落多样性分析 [J]. 作物学报, 2015, 41(2): 308-317.
- [22] Li Y, Ying Y X, Zhao D Y, *et al.* Influence of allelochemicals on microbial community in ginseng cultivating soil [J]. *Chin Herb Med*, 2014, 6(4): 313-318.
- [23] Bi X B, Yang J X, Gao W W, *et al.* Autotoxicity of phenolic compounds from the soil of American ginseng (*Panax quinquefolium* L.) [J]. *Allelopathy J*, 2010, 25(1): 115-121.
- [24] 张晓玲, 潘振刚, 周晓峰, 等. 自毒作用与连作障碍 [J]. 土壤通报, 2007, 38(4): 781-784.
- [25] 张重义, 林文雄. 药用植物的化感自毒作用与连作障碍 [J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(1): 189-196.
- [26] Yang M, Zhang X, Xu Y, *et al.* autotoxic ginsenosides in the rhizosphere contribute to the replant failure of *Panax notoginseng* [J]. *PLoS One*, 2015, 10(2): e0118555.
- [27] 李勇, 黄小芳, 丁万隆, 等. 不同土壤提取物对人参种子生长的化感效应及其化学组成 [J]. 生态环境学报, 2008, 17(3): 297-302.
- [28] 黄小芳, 李勇, 易茜茜, 等. 五种化感物质对人参根系酶活性的影响 [J]. 中草药, 2010, 41(1): 117-121.
- [29] 陈长宝, 许世泉, 刘继永, 等. 人参加感物质对人参愈伤组织生长的影响 [J]. 同济大学学报: 医学版, 2006, 27(5): 37-38.
- [30] 焦晓林, 毕晓宝, 高微微. *p*-香豆酸对西洋参的化感作用及生理机制 [J]. 生态学报, 2015, 35(9): 3006-3013.
- [31] 朱婧. 丹参加感物质及其化感作用研究 [D]. 成都: 四川农业大学, 2014.
- [32] Zhang S S, Jin Y, Zhu W J, *et al.* Baicalin released from *Scutellaria baicalensis* induces autotoxicity and promotes soilborn pathogens [J]. *J Chem Ecol*, 2010, 36(3): 329-338.
- [33] 徐岩. 广藿香化感自毒作用与根际土壤微生物互作效应研究 [D]. 海口: 海南大学, 2015.
- [34] 薛启, 王康才, 梁永富, 等. 藿香不同部位浸提液对其种子萌发及幼苗生长的化感作用 [J]. 南京农业大学学报, 2017, 40(4): 611-617.
- [35] 李振方, 齐晓辉, 李奇松, 等. 地黄自毒物质提取及其生物指标测定 [J]. 生态学报, 2010, 30(10): 2576-2584.
- [36] 张新慧, 郎多勇, 张恩和. 当归根际土壤水浸液的自毒作用研究及化感物质的鉴定 [J]. 中草药, 2010, 41(12): 2063-2066.
- [37] Kai G, He X, Yan Z, *et al.* Allelochemicals from the rhizosphere soil of cultivated *Astragalus hoantchy* [J]. *J*

- Agric Food Chem*, 2016, 64(17): 3345-3352.
- [38] 张豆豆, 梁新华, 王 俊. 甘草种子水浸液对其种子萌发及 *GuSQS1* 和 *GubAS* 基因表达的影响 [J]. 核农学报, 2016, 30(1): 28-34.
- [39] 张 强. 甘草柠条间化感作用的组织培养法研究 [D]. 北京: 北京林业大学, 2005.
- [40] 覃逸明, 聂刘旺, 黄雨清, 等. 凤丹 (*Paeonia ostii* T.) 自毒物质的检测及其作用机制 [J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1153-1161.
- [41] 张 丹. 基于黄连化感物质与微生物群落结构变化的连作障碍机制研究 [D]. 成都: 成都中医药大学, 2015.
- [42] 林茂兹. 太子参连作障碍及其分子生态学机制研究 [D]. 福州: 福建农林大学, 2010.
- [43] 王 英, 凯撒·苏来曼, 李 进, 等. 伊贝母根系分泌物自毒作用研究 [J]. 植物研究, 2010, 30(2): 248-252.
- [44] 黄钰芳, 张恩和, 张新慧, 等. 兰州百合根及鳞茎水浸液自毒作用的研究 [J]. 草业学报, 2017, 26(8): 93-103.
- [45] 肖 岚, 刘应蛟, 徐 贝, 等. 玉竹根际土壤化感作用研究及化感物质的鉴定 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(34): 163-167.
- [46] 刘 浩. 麦冬连作障碍的主要表现及成因研究 [D]. 武汉: 华中科技大学, 2009.
- [47] 邓兰桂, 孔垂华. 木麻黄小枝提取物的分离鉴定及其对幼苗的化感作用 [J]. 应用生态学报, 1996, 7(2): 145-149.
- [48] 郭兰萍, 黄璐琦, 蒋有绪, 等. 苍术根茎及根际土水提取物生物活性研究及化感物质的鉴定 [J]. 生态学报, 2006, 26(2): 528-535.
- [49] 薛兴华. 白术自毒作用的初步研究 [D]. 贵阳: 贵州师范大学, 2016.
- [50] 刘晓珍, 肖 逸, 戴传超. 盐城药用菊花连作障碍形成原因初步研究 [J]. 土壤, 2012, 44(6): 1035-1040.
- [51] 唐成林, 罗夫来, 赵 致, 等. 半夏根系分泌物化感作用研究 [J]. 北方园艺, 2017(15): 129-135.
- [52] 赵庆芳, 陈 健, 郭鹏辉, 等. 党参自毒作用研究 [J]. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2010, 46(6): 75-78.
- [53] 韩春梅. 生姜化感作用机理及其栽培模式研究 [D]. 成都: 中国科学院成都生物研究所, 2008.
- [54] 马红梅, 赵培芳. 灵芝连作障碍下的自毒作用 [J]. 北方园艺, 2016(6): 133-136.
- [55] 袁思安, 郭 峰, 唐翠平, 等. 中国沙棘浸提液对其种子萌发的化感效应 [J]. 干旱区资源与环境, 2015, 29(5): 116-121.
- [56] 王 强, 阮 晓, 李兆慧, 等. 植物自毒作用及针叶林自毒研究进展 [J]. 林业科学, 2007, 43(6): 134-142.
- [57] De Albuquerque M B, Dos Santos R C, Lima L M, et al. Allelopathy, an alternative tool to improve cropping systems. A review [J]. *Agron Sustain Dev*, 2010, 31(2): 379-395.
- [58] Duke S O. Ecophysiological aspects of allelopathy [J]. *Planta*, 2003, 217(4): 529-539.
- [59] Miransari M, Smith D L. Plant hormones and seed germination [J]. *Environ Expe Bot*, 2014, 99(3): 110-121.
- [60] 张新慧, 郎多勇, 陈 靖, 等. 蒙古黄芪植株水浸液的自毒作用研究 [J]. 中药材, 2014, 37(2): 187-191.
- [61] 周秀梅, 王玉杰, 李保印, 等. 木香需水浸液对其种子萌发的自化感效应 [J]. 北方园艺, 2016(15): 62-66.
- [62] 朱 慧, 马瑞君, 吴双桃, 等. 当归根际土对其种子萌发和幼苗生长的影响 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(5): 833-838.
- [63] 焦晓林, 毕晓宝, 张雪松, 等. 不同基质条件下西洋参皂苷提取物的自毒作用 [J]. 中国中药杂志, 2015, 40(8): 1433-1438.
- [64] 焦晓林, 杜 静, 高微微. 西洋参根残体对自身生长的双重作用 [J]. 生态学报, 2012, 32(10): 3128-3135.
- [65] 张新慧, 张恩和, 何庆祥, 等. 2,4-二叔丁基苯酚对啤酒花幼苗生长与光合特性的影响 [J]. 草业学报, 2008, 17(6): 47-51.
- [66] 吴 春, 杨永茂, 陈兴福, 等. 磷、钾肥配施对秦艽主、侧根 4 种环烯醚萜的影响 [J]. 中药材, 2016, 39(2): 240-244.
- [67] 李晶晶, 李煊桢, 李振方, 等. 不同种植土壤对地黄生长和酶活性及其根际土壤微生物生态的影响 [J]. 植物资源与环境学报, 2015, 24(1): 42-47.
- [68] Zhang X H, Lang D Y, Zhang E H, et al. Effect of autotoxicity and soil microbes in continuous cropping soil on *Angelica sinensis* seedling growth and rhizosphere soil microbial population [J]. *Chin Herb Med*, 2015, 7(1): 88-93.
- [69] 张子龙, 拱健婷, 程新宇, 等. 三七须根粉碎物土壤添加的自毒效应研究 [J]. 中国农学通报, 2015, 31(7): 143-148.
- [70] Asao T, Hasegawa K, Sueda Y, et al. Autotoxicity of root exudates from taro [J]. *Sci Hortic*, 2003, 97(3): 389-396.
- [71] 高 姗, 廖超英, 高智辉, 等. 黑沙蒿对自身种子萌发与幼苗生长的化感作用研究 [J]. 草地学报, 2014, 22(4): 796-802.
- [72] 许世泉, 艾 军, 王英平, 等. 人参化感物质对人参根尖组织结构的影响研究 [J]. 特产研究, 2008, 30(2): 36-38.
- [73] 张秋菊, 张爱华, 雷锋杰, 等. 人参皂苷粗提液对西洋参早期生长的化感效应 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(3): 576-582.
- [74] 张秋菊, 耿艳秋, 郇玉刚, 等. 人参皂苷对人参幼苗生长发育的影响 [J]. 中草药, 2012, 43(12): 2503-2507.
- [75] Vanlerberghe G C. Alternative oxidase: A mitochondrial

- respiratory pathway to maintain metabolic and signaling homeostasis during abiotic and biotic stress in plants [J]. *Inter J Mol Sci*, 2013, 14(4): 6805-6847.
- [76] Ashraf M, Harris P J C. Photosynthesis under stressful environments: An overview [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(2): 163-190.
- [77] 谢越, 肖新, 周毅, 等. 5种酚酸物质对滁菊扦插幼苗生长及酶活性的影响 [J]. 南京农业大学学报, 2012, 35(6): 19-24.
- [78] Mittler R, Vanderauwera S, Gollery M, *et al.* Reactive oxygen gene network of plants [J]. *Trends Plant Sci*, 2004, 9(10): 490-498.
- [79] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants [J]. *Plant Physiol Bioch*, 2010, 48(12): 909-930.
- [80] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance [J]. *Trends Plant Sci*, 2002, 7(9): 405-410.
- [81] 唐堃, 李明, 董闪, 等. 广藿香根际土壤水浸液对其扦插苗的化感自毒作用 [J]. 中药材, 2014, 37(6): 935-939.
- [82] 鲍红春, 郝丽珍, 张凤兰, 等. 沙芥不同部位水浸液自毒作用研究 [J]. 中国草地学报, 2016, 38(2): 103-110.
- [83] Santner A, Estelle M. Recent advances and emerging trends in plant hormone signalling [J]. *Nature*, 2009, 459(7250): 1071-1078.
- [84] Wang C, Liu Y, Li S S, *et al.* Insights into the origin and evolution of the plant hormone signaling machinery [J]. *Plant Physiol*, 2015, 167(3): 872-886.
- [85] Wolters H, Jürgens G. Survival of the flexible: Hormonal growth control and adaptation in plant development [J]. *Nat Rev Gene*, 2009, doi: 10.1038/nrg2558.
- [86] 熊国胜, 李家洋, 王永红. 植物激素调控研究进展 [J]. 科学通报, 2009, 54(18): 2718-2733.
- [87] 林武星. 木麻黄自毒作用物对其幼苗内源激素的影响 [J]. 中国农学通报, 2009, 25(19): 100-103.
- [88] 张秋菊. 三萜人参皂苷对人参、西洋参等植物生长发育的效应研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2012.
- [89] 罗立津, 徐福乐, 翁华钦, 等. 脱落酸对甜椒幼苗抗寒性的诱导效应及其机理研究 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(1): 94-100.
- [90] 韩超, 申海玉, 叶嘉, 等. 外源脱落酸对小麦幼苗抗镉胁迫能力的影响 [J]. 西北植物学报, 2012, 32(4): 745-750.
- [91] 翟丙年, 郑险峰, 杨岩荣, 等. 植物生长调节物质的研究进展 [J]. 西北植物学报, 2003, 23(6): 1069-1075.
- [92] 陈龙正, 梁亮, 徐海, 等. 小白菜光合性能与硝酸还原酶活性关系的研究 [J]. 西北植物学报, 2009, 29(11): 2256-2260.
- [93] 刘淑云, 董树亭, 赵秉强, 等. 长期施肥对夏玉米叶片氮代谢关键酶活性的影响 [J]. 作物学报, 2007, 33(2): 278-283.
- [94] 王茜龄, 余亚圣, 杨艳, 等. 桑树硝酸还原酶基因 MaNR 的克隆及其表达分析 [J]. 中国农业科学, 2014, 47(12): 2465-2475.
- [95] 龙期良. 苯甲酸对人参的自毒作用及人参差异基因表达分析 [D]. 北京: 北京协和医学院, 2016.
- [96] Wu B, Long Q, Gao Y, *et al.* Comprehensive characterization of a time-course transcriptional response induced by autotoxins in *Panax ginseng* using RNA-Seq [J]. *BMC Genomics*, 2015, doi: 10.1186/s12864-015-2151-7.
- [97] 邱立友, 戚元成, 王明道, 等. 植物次生代谢物的自毒作用及其与连作障碍的关系 [J]. 土壤, 2010, 42(1): 1-7.
- [98] 尹文佳, 杜家方, 李娟, 等. 连作对地黄生长的障碍效应及机制研究 [J]. 中国中药杂志, 2009, 34(1): 18-21.
- [99] 李敏娜. 人参根系分泌物对根际土壤微生态的影响 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2008.
- [100] 卢成, 曾昭海, 郑世宗, 等. 紫花苜蓿品种间自毒物质含量差异研究 [J]. 作物学报, 2007, 33(4): 578-582.
- [101] 罗小勇, 孙娟. 23种紫花苜蓿不同品种及器官间化感活性差异的研究 [J]. 草业学报, 2012, 21(2): 83-91.
- [102] 郭兰萍, 黄璐琦, 蒋有绪, 等. 不同化学型苍术根茎及根际土提取物生物活性及化感物质的比较 [J]. 中国药理学杂志, 2006, 41(10): 734-737.
- [103] 张俊英. 不同抗性大豆品种根系分泌物的化感作用及其组分分析 [D]. 北京: 中国农业大学, 2007.
- [104] 许露露, 潘文杰, 张国平. 烟草自毒效应的品种间差异研究 (英文) [J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2012, 38(2): 119-126.
- [105] 赵绪生, 齐永志, 甄文超. 不同抗连作障碍品种草莓根系分泌物化感物质差异分析及其化感效应 [J]. 河北农业大学学报, 2012, 35(3): 100-105.
- [106] 夏品华, 刘燕. 太子参连作障碍效应研究 [J]. 西北植物学报, 2010, 30(11): 2240-2246.
- [107] 孙雪婷, 龙光强, 张广辉, 等. 基于三七连作障碍的土壤理化性状及酶活性研究 [J]. 生态环境学报, 2015, 24(3): 409-417.
- [108] 秦越, 马琨, 刘萍. 马铃薯连作栽培对土壤微生物多样性的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(5): 225-232.
- [109] 欧小宏, 金航, 郭兰萍, 等. 平衡施肥及土壤改良剂对连作条件下三七生长与产量的影响 [J]. 中国中药杂志, 2012, 37(13): 1905-1911.

- [110] 王博林, 倪方方, 徐建中, 等. 蚕沙发酵肥对连作白术产量和品质的影响 [J]. 浙江中医药大学学报, 2016, 40(4): 258-264.
- [111] 陈 希, 赵 爽, 史亚东, 等. 生物有机肥对‘滁菊’连作障碍的影响 [J]. 南京农业大学学报, 2015, 38(1): 50-56.
- [112] 汪建飞, 周 毅, 高 祥, 等. 施用生物有机肥对连作滁菊产量及土壤微生物区系的影响 [J]. 土壤通报, 2014, 45(2): 394-397.
- [113] 彭三妹, 王博林, 徐建中, 等. 蚕沙发酵有机肥对连作杭白菊根际细菌群落的影响 [J]. 浙江中医药大学学报, 2015, 39(2): 77-83.
- [114] Wang Z G, Bao X G, Li X F, *et al.* Intercropping maintains soil fertility in terms of chemical properties and enzyme activities on a timescale of one decade [J]. *Plant Soil*, 2015, 391(1/2): 265-282.
- [115] 王劲松, 樊芳芳, 郭 珺, 等. 不同作物轮作对连作高粱生长及其根际土壤环境的影响 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2283-2291.
- [116] Li X G, Wang X X, Dai C C, *et al.* Effects of intercropping with *Atractylodes lancea* and application of bio-organic fertiliser on soil invertebrates, disease control and peanut productivity in continuous peanut cropping field in subtropical China [J]. *Agroforest Syst*, 2014, 88(1): 41-52.
- [117] 曾令杰, 林茂兹, 李振方, 等. 连作对太子参光合作用及药用品质的影响 [J]. 作物学报, 2012, 38(8): 1522-1528.
- [118] 吴林坤, 吴红森, 朱 铨, 等. 不同改良措施对太子参根际土壤酚酸含量及特异菌群的影响 [J]. 应用生态学报, 2016, 27(11): 3623-3630.
- [119] 李林强, 邱黛玉, 贾 雪. 连作轮作模式下当归大蒜间作对当归质量的影响 [J]. 干旱地区农业研究, 2017, 35(3): 53-58.
- [120] 王田涛, 王 琦, 王惠珍, 等. 连作条件下间作模式对当归生长特性和产量的影响 [J]. 草业学报, 2013, 22(2): 54-61.
- [121] 沈仁芳, 赵学强. 土壤微生物在植物获得养分中的作用 [J]. 生态学报, 2015, 35(20): 6584-6591.
- [122] 陈伟立, 李 娟, 朱红惠, 等. 根际微生物调控植物根系构型研究进展 [J]. 生态学报, 2016, 36(17): 5285-5297.
- [123] 蒋 婧, 宋明华. 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(8): 979-988.
- [124] 祝 英, 张 军. 不同微生物菌剂对当归苗生长及根际土壤微生物和养分的影响 [J]. 应用与环境生物学报, 2017, 23(3): 511-519.
- [125] 李 勇, 龙期良, 丁万隆, 等. 微生物降解对人参自毒作用的缓解效应 [J]. 中国中药杂志, 2014, 39(15): 2868-2872.
- [126] 孙广正, 姚 拓, 赵桂琴, 等. 植物根际促生菌对两种真菌病害病原的抑制作用及其鉴定 [J]. 草业学报, 2016, 25(8): 154-163.
- [127] 赵东岳, 李 勇, 丁万隆. 人参自毒物质降解细菌的筛选及其降解特性研究 [J]. 中国中药杂志, 2013, 38(11): 1703-1706.
- [128] 杨 娜, 沈其荣, 徐阳春. 一株抗药用白菊枯萎病生防菌的分离与生防效应研究 [J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(3): 731-736.
- [129] 袁玉娟, 胡 江, 凌 宁, 等. 施用不同生物有机肥对连作黄瓜枯萎病防治效果及其机理初探 [J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(2): 372-379.
- [130] 刘 星, 张书乐, 刘国锋, 等. 土壤生物消毒对甘肃省中部沿黄灌区马铃薯连作障碍的防控效果 [J]. 应用生态学报, 2015, 26(4): 1205-1214.
- [131] 汪立刚, 王 玉, 华天懋, 等. 土壤灭菌对大豆的增产效果及其机理探讨 [J]. 西北农业学报, 2001, 10(1): 67-71.
- [132] 朱同彬, 孙盼盼, 党 琦, 等. 淹水添加有机物料改良退化设施蔬菜地土壤 [J]. 土壤学报, 2014, 51(2): 335-341.
- [133] 朱同彬, 孟天竹, 张金波, 等. 强还原方法对退化设施蔬菜地土壤的修复 [J]. 应用生态学报, 2013, 24(9): 2619-2624.
- [134] 蔡祖聪, 张金波, 黄新琦, 等. 强还原土壤灭菌防控作物土传病的应用研究 [J]. 土壤学报, 2015, 52(3): 469-476.
- [135] 柯用春, 王 爽, 任 红, 等. 强化还原处理对海南西瓜连作障碍土壤性质的影响 [J]. 生态学报, 2014, 33(4): 880-884.
- [136] 伍朝荣, 黄 飞, 高 阳, 等. 土壤生物消毒对土壤改良、青枯菌抑菌及番茄生长的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2017, 25(8): 1173-1180.
- [137] 徐 江, 董林林, 王 瑞, 等. 综合改良对农田栽参土壤微生态环境的改善研究 [J]. 中国中药杂志, 2017, 42(5): 875-881.
- [138] 沈 亮, 徐 江, 董林林, 等. 人参栽培种植体系及研究策略 [J]. 中国中药杂志, 2015, 40(17): 3367-3373.
- [139] 董林林, 谷利婷, 徐 江, 等. 三七无公害栽培体系的探讨 [J]. 世界科学技术—中医药现代化, 2016, 18(11): 1975-1980.